

Mehrfaserige („polyine“) subepitheliale Muskelzellen bei Hydromedusen (Carmarina).

Von

Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn (Zoolog. Institut).

Hierzu Tafel XXIII.

Die einfachste Form der Epithelmuskelzellen bei den Cnidariern ist bekanntlich jene, bei der eine jede Zelle des einschichtigen Epithels (Ektoderms oder Entoderms) an ihrer Basis eine oder eine beschränkte Anzahl kontraktile Fasern („Muskelefasern“) erzeugt, die der zwischen Ektoderm und Entoderm befindlichen Stützlamelle aufliegen. Wie Chun und Will¹⁾ in ihrer vortrefflichen Darstellung der Hydromedusen ausgeführt haben, erfolgt die Steigerung der Leistungsfähigkeit eines solchen Muskelepithels in zweierlei Weise. Entweder faltet sich die Basalseite des Muskelepithels, so daß (bei Erhaltung der ursprünglichen Zellenzahl) die muskelefaserbildende Fläche vergrößert wird und auf jede Zelle eine größere Anzahl von Fasern entfällt, oder die Zahl der Zellen selbst erfährt eine erhebliche Vermehrung, wobei ein Teil von ihnen nicht mehr an der Oberfläche Platz finden kann und in die Tiefe („subepithelial“) verlagert wird. Auf dem letzten Wege gehen aus Epithelmuskelzellen subepitheliale, selbständige Muskelzellen hervor. Faltung und Verlagerung in die Tiefe können sich unabhängig oder gemeinsam abspielen. Die basale Faltung eines Muskelepithels wird von einer entsprechenden Formveränderung (Leistenbildung) der Stützlamelle begleitet.

¹⁾ Bronns Klassen und Ordnungen Bd. 2, 2. Abt., S. 331—338, 1902. Leipzig.

Bei den Muskelzellen in epithelialer Lage lassen sich in betreff des Zusammenhangs zwischen Zelle (Myoblast) und Faser zwei Hauptfälle unterscheiden. Wenn die Zellen des Epithels verhältnismäßig niedrig und durch Einschaltung andersartiger interstitieller Elemente wenig beeinflußt wird, bleibt die Basis der Epithelmuskelzelle mit der Faser in breiter Verbindung; unter den gegen teiligen Bedingungen aber zieht sie sich in einen oder mehrere, bisweilen lange und fadenartige (entodermale Nährmuskelzellen der Aktinien) Fortsätze aus, welche die Verbindung mit den Fasern herstellen. An den subepithelialen Muskelzellen vollzieht sich eine wesentliche Gestaltsänderung, indem der von Haus aus ansehnliche kernhaltige Plasmakörper der Faser nachgeht, so daß die ganze Muskelzelle mehr oder minder spindelige Gestalt annimmt und damit eine Annäherung an einen bei höheren Tierformen weit verbreiteten, weil funktionell sehr brauchbaren Typus der Muskulatur erreicht wird.

Sehr richtig bemerken nun Chun und Will a. a. O., daß diese Umformung beim Werdegang einer epithelialen zu einer subepithelialen Muskelzelle dann nicht erfolgen kann, wenn die subepitheliale Zelle mehrere Fasern erzeugt. Denn alsdann kann der Kern nicht die eine oder die andere „Faser“ bevorzugen, um in ihr aufzugehen, sondern es muß eine allen Fasern zugehörige den Kern umschließende Plasmamasse erhalten bleiben. „Mehrfaserigkeit muß also konservierend auf die Gestalt der Zellkörper einwirken.“ Leider lasse sich dieses Verhalten zurzeit für die Hydromedusen nur an einem Beispiel (*Eudendrium* nach Weismann) erläutern, indem dort vielfach zwei parallel laufende Fasern durch eine Zelle verbunden sind, die zwischen ihnen liegt. Da aber bei den Hydromedusen die Zahl der Fasern einer echten Epithelmuskelzelle in vielen Fällen eine größere sei, und nach den Untersuchungen von Blochmann, Bettendorf und Zernecke bei Plattwürmern von einem ansehnlichen Zellkörper verschiedene Fortsätze in oft beträchtlicher Länge zu mehreren nebeneinander hinziehenden kontraktile Fasern gehen, erscheine die Hoffnung nicht unbegründet, daß auch unter den subepithelialen Muskelzellen der Hydromedusen Zellformen aufgefunden würden, die wie jene der Plattwürmer noch mehr den Charakter der Epithelmuskelzellen an sich trügen, als es bei den einfachen spindeligen Zellen der Fall sei.

Diese Voraussage von Chun und Will zeigt sich gemäß der

folgenden Untersuchung in den Muskelzellen der Tentakeln von *Carmarina hastata* H. (= *Geryonia hastata*) erfüllt.

Den Bau der Tentakeln von *Carmarina* hat am ausführlichsten *Haeckel*¹⁾ geschildert; doch blieb bei der Unvollkommenheit der damaligen Untersuchungsmittel der Autor über die Natur der Stützlamelle und ihrer Leisten im Zweifel und neigte zur Auffassung, sie bestünden aus muskulösen Elementen („helle kernlose Fasern“). Andererseits werden auch die wirklichen Muskelfasern („dunkle kernhaltige Fasern“) nicht mit voller Bestimmtheit als solche angesprochen. *Haeckel* beschreibt sie (a. a. O. S. 161—162) als parallel verlaufende, lange und starke, spindelförmige Fasern, die nach den Enden zugespitzt und in der Mitte angeschwollen und im Mittel 0,1 mm lang seien. „Jede Faser entspricht einer sehr verlängerten spindelförmigen Zelle und umschließt in der Mitte einen ellipsoidalen oder ovalen Kern von 0,005—0,012 mm Länge und 0,002—0,006 mm Breite. Häufig bildet der dicke Kern an einer Seite der Zelle eine bauchige Vorwölbung. Im übrigen ist die Substanz dieser spindelförmigen kernhaltigen Fasern durchaus homogen und läßt keine Spur von einer Querstreifung erkennen.“ Nach *Haeckel*s Darstellung würden also die Muskelzellen in den Tentakeln von *Carmarina* den gewöhnlichen Typus einfaseriger subepithelialer Muskelzellen besitzen, bei denen die Form des kernhaltigen Myoblasten sich der Spindelgestalt der kontraktilen Substanz angepaßt hat; auch würde auf jede „Faser“ ein Kern entfallen. *Haeckel* selbst hebt ihre Ähnlichkeit mit den glatten Muskelzellen der Wirbeltiere hervor.

Die Irrtümer der *Haeckel*schen Beschreibung betreffend die Unterscheidung von Stützlamelle, ihren Leisten und den wirklichen Muskelzellen wurden von O. und R. *Hertwig*²⁾ berichtigt, die auch zuerst Vorkommen und Bedeutung der eingangs erwähnten Faltung der Muskelepithelien und der subepithelialen Verlagerung einzelner Elemente derselben erkannt haben. Nach den Angaben der Gebrüder *Hertwig* (a. a. O. S. 9) werden sowohl die ringförmige Stützlamelle als auch die von ihr sich erhebenden Leisten auf ihrer Außenfläche von einer Lage longitudinaler Muskelfasern be-

¹⁾ Die Familie der Rüsselquallen VI. Anatomie von *Carmarina hastata* (*Geryonia hastata*). In: Jen. Zeitschr. Bd. 2, S. 143 f., 1865.

²⁾ Der Organismus der Medusen. Jena 1878.

deckt, die auf Querschnitten durch Osmiumpräparate als dunkel glänzende Körner erscheinen. Daher ist die Muskellamelle, die bei anderen Medusen die Gestalt eines Zylindermantels besitzt, bei *Carmarina* nach Art einer Halskrause in zahlreiche dicht aneinander gedrängte Falten gelegt, zwischen welche von der Stützlamelle aus dünne Blätter als Unterlage sich hineinschieben. Der Raum zwischen den Falten wird von Ektodermzellen ausgefüllt, die auch deren freie Kanten in mehreren Lagen bedecken, so daß die Tentakelwand wieder eine glatte Oberfläche gewinnt. Zahlreiche Nesselzellen sind sowohl in die oberflächlichen als auch in die tieferen Schichten des Ektoderms eingestreut, bald senkrecht, bald parallel zur Längsachse des Tentakels gestellt. Ueber die Beziehungen der Muskelfasern zu den Zellen sprechen sich O. und R. Hertwig nicht genauer aus; doch sagen sie etwas später von den ähnlich gebauten longitudinalen Muskelsträngen des Magenstiels, daß die spärlichen Zellen in den schmalen Räumen zwischen den Stützblättern wohl die Matrixzellen der Muskulatur seien.

Die Gebrüder Hertwig heben hervor, daß in diesen beiden Fällen „die Muskelzellen — ob vollständig oder teilweise sei dahingestellt — aus dem Epithel ausscheiden und zu Bestandteilen einer subepithelialen Schicht werden“, ein Verhalten, das bei *Aequorea* zu einer Gliederung des Ektoderms in zwei deutliche Zellagen führe, die durch eine scharfe Linie getrennt sind.

Mit der Darstellung von Hertwig stimmt auch die von Claus überein, soweit ich nach der bei Chun und Will (a. a. O. Taf. XIX, Fig. 12) reproduzierten Abbildung dieses Autors schließen kann; aber auch aus ihr läßt sich nichts über die Beziehungen der Zellen zu den Fasern entnehmen. —

Das Vorkommen mehrfaseriger subepithelialer Muskelzellen in den Tentakeln von *Carmarina* erkannte ich an 10 μ dicken Querschnitten dieses Objektes, die mit Eisenhämatoxylin oder mit Delafields Hämatoxylin + Pikrinsäure-Wasserblau-Eosin gefärbt waren. Zu diesen Querschnitten waren besonders in Sublimat fixierte Tentakeln verwendet worden, Material, das ich vor einigen Jahren in Villefranche s. m. gesammelt und schon länger zu Präparaten verarbeitet hatte. Zur Ergänzung und Sicherstellung der so gewonnenen Befunde stellte ich auch Längsschnitte der Fangfäden dar. Da ich aber von dem erstgenannten Material nichts mehr besaß, mußte ich

mich hierfür mit den sehr stark kontrahierten Tentakeln einer im ganzen in Formol konservierten *Carmarina* begnügen. Es färbte sich nicht nur mit Eisenhämatoxylin und Delafields Hämatoxylin und Eosin schlechter als die mit Sublimat fixierten Tentakel, sondern erwies sich auch viel weniger gut erhalten. Indessen gab es mir doch einige wertvolle Aufschlüsse. Längsschnitte, die den Tentakel oberflächlich (tangential) treffen, enthalten die Leisten der Stützlamele im Querschnitt, solche, die mehr durch die Achse des Tentakels gehen, dagegen wenigstens stellenweise flächenhaft (= radial) getroffen.

Unterrichten wir uns zunächst an einem Querschnitt (Fig. 1, Taf. XXIII) bei schwächerer Vergrößerung über den allgemeinen Aufbau des Tentakels. Die Achse des Tentakels wird von einem röhrenförmigen Hohlraum (H) eingenommen (der mit dem Gastrovaskularsystem zusammenhängt). Er ist ausgekleidet vom Entoderm (En), einem einschichtigen Epithel, dessen Kerne nahe der Basis der Zellen liegen. Weiter nach außen folgt zunächst die ungewöhnlich dicke Stützlamele (St), die in zwei Abschnitte gegliedert ist, den das Entoderm umhüllenden Kegelmantel und die von ihm ausgehenden radiär gestellten Leisten (L). Beide sind ausgesprochen faserig gebaut (worauf in den Abbildungen keine Rücksicht genommen wurde), enthalten aber keine Zellen oder Kerne. Alles, was nach außen von der Stützlamele liegt, ist Ektoderm; es umfaßt also sowohl die Gewebsmassen, die sich zwischen den radiären Blättern befinden, als auch jene, welche über die Leisten der Stützlamele hinaus den Tentakel nach außen abschließen (Ek).

Ueber die Leisten der Stützlamele ist noch folgendes zu bemerken. Ihre Zahl beträgt auf den von mir untersuchten Querschnitten etwa 50. Die meisten besitzen entsprechend dem annähernd kreisförmigen Querschnitt des Tentakels gleiche Ausdehnung in radialer Richtung; nur ganz wenige sind auffallend kürzer und bleiben mit ihrer freien Kante viel weiter von der Oberfläche entfernt. Entweder halten die Leisten von ihrer Anheftungsfläche bis zu ihrem freien Rand annähernd gleiche Dicke ein (Fig. 2, Taf. XXIII), oder sie erweitern sich nach außen hin so stark, daß die Kanten benachbarter Leisten aneinanderstoßen und damit die zwischen ihnen gelegenen ektodermalen Gewebsmassen fast völlig von dem Ektoderm auf der Oberfläche des Tentakels abgeschnitten werden (Fig. 1,

Taf. XXIII). Ja die aneinanderstoßenden Kanten der radialen Stützblätter können streckenweise miteinander verschmelzen (Fig. 3, Taf. XXIII), und damit wird die Abgrenzung der beiden erwähnten Abschnitte des Ektoderms noch schärfer. Schon frühere Beobachter haben darauf hingewiesen, daß die Leisten nach der Oberfläche des Tentakels hin sich gabeln können (s. Fig. 1, Taf. XXIII oben rechts und links und unten in der Mitte), wobei die Spaltung nur den distalen Teil des Stützblattes betreffen kann, oder aber bis nahe an seine Anheftungsstelle heranreicht; selten kommt mehrfache Gabelung eines Stützblattes vor (Fig. 1, Taf. XXIII die äußerste Lamelle oben links). Wie benachbarte Leisten so können auch die Gabeläste ein- und desselben Stützblattes an ihrer freien Kante miteinander verschmelzen (Fig. 3, Taf. XXIII) und dadurch kommen kleinere abgeschlossene Räume zustande ähnlich den nach außen versperrten Lücken zwischen zwei Stützblättern; diese Räumchen lassen sich nicht selten im verdickten Außenteil der Stützblätter beobachten (R Fig. 3, Taf. XXIII).

Der außerhalb der Leisten gelegene Teil des Ektoderms, der die Rinde des Tentakels liefert (Fig. 2 und 3, Taf. XXIII Ek), verhält sich verschieden, je nachdem er den ringförmigen Nesselwülsten des Fangfadens oder den Internodien zwischen diesen angehört. Im letzten Falle ist die ektodermale Rinde dünner und einfacher gebaut (Fig. 2, Taf. XXIII Ek). Hier enthält sie wesentlich nur eine Art von Zellen — Deckzellen — neben vereinzelt Nesselkapseln. Da die fixierten Tentakeln immer sehr stark zusammengeschnürt sind, und die ektodermale Rinde dabei nicht nur dicker wird, sondern sich auch fältelt, hält es schwer, ein sicheres Urteil über die Anordnung der Zellen zu gewinnen, insbesondere anzugeben ob sie streng einschichtig geordnet sind. Bei der starken Verkürzung der Tentakel folgen die Nesselwülste dicht aufeinander, und daher kann man öfter auf den gleichen Schnitt das Ektoderm der Internodien in jenes der Nesselwülste übergehen sehen.

Die ektodermale Rinde der Nesselwülste (Ek, Fig. 3, Taf. XXIII) ist verwickelter gebaut. Schon bei schwacher Vergrößerung (Fig. 1, Taf. XXIII Ek) unterscheidet man an ihr zwei Zonen, eine innere, die durch zahlreiche, radial gestellte, bei Eisenhämatoxylinfärbung tief geschwärzte Fasern ausgezeichnet ist und eine äußere, welche die Nesselkapseln enthält. Bei Anwendung starker Objektive (Fig. 3, Taf. XXIII) gewahrt man, daß die genannten derben Fasern (a M) an ihrem basalen Ende mehrfach wei eingeschnitten erscheinen

und damit eine Zusammensetzung aus feineren Fibrillen anzeigen. An ihrem distalen Ende lösen sie sich in eine Anzahl von dünnen geschlängelten Fäserchen auf, die an die Cniden herantreten. Offenbar handelt es sich um jene Gebilde, die schon von früheren Autoren ¹⁾ bei *Carmarina* beschrieben, von *Toppe* ²⁾ bei *Olindias* und *Pelagia* genauer untersucht und als akzessorische Muskelfasern der Nesselkapseln gedeutet werden, die an deren Entladung mitbeteiligt sein sollen. Im Gegensatz zur Angabe von *Toppe* bei *Olindias* unterscheiden sich bei *Carmarina* die akzessorischen Muskelfasern färberisch deutlich von den Längsmuskeln der Tentakeln, allerdings nicht bei Eisenhämatoxylinfärbung, wohl aber bei der Tinktion mit *Delafields* Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure-Wasserblau: beiderlei Fasern erscheinen rot, aber in deutlich abweichender Nuance. Mit dieser Feststellung will ich den muskulösen Charakter der akzessorischen Fasern nicht bezweifeln; sind es aber wirklich kontraktile Fibrillen, dann muß bei *Carmarina* und den bei *Toppe* in Frage kommenden Formen dem Ektoderm die Fähigkeit zugesprochen werden, zweierlei (chemisch-färberisch und vielleicht auch funktionell verschiedene) muskuläre Fibrillen zu erzeugen.

Toppe betont (a. a. O.), daß die akzessorischen Muskelfasern nicht in den Cnidoblasten erzeugt werden; ich möchte vermuten, daß die Kerne (K 1 Fig. 3, Taf. XXIII), welche man im basalen Teil der ektodermalen Rinde zwischen diesen Fasern gelegen findet, ihren Bildungszellen angehören.

Die akzessorischen Muskelfasern der Cniden gehen oft büschelförmig vom freien Rand einer Stützleiste aus (vgl. bei *Toppe*); doch finden sie sich auch unabhängig davon.

Die äußere Zone der ektodermalen Rinde ist, wie schon gesagt, durch den Besitz der Nesselkapseln (Fig. 3, Taf. XXIII c) gekennzeichnet; sie zeigen in ihrem Innern das Stilett und den aufgerollten Faden, seitlich an ihrer Basis den Kern des Cnidoblasten und entsenden über die Oberfläche des Tentakels hinaus ein Cnidocil. Es

¹⁾ z. B. K. C. S c h n e i d e r, Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Jen. Zeitschr. Bd. 27 (N. F. Bd. 20), 1892, S. 434.

²⁾ Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarien. Zool. Jahrb. Bd. 29, Arnit. 1910, S. 191.

sei noch darauf hingewiesen, daß Entwicklungszustände der Nesselzellen oft zwischen den Blättern der Stützlamelle längs oder quer getroffen zu sehen sind (C_1 und C_2 Fig. 2, Taf. XXIII). Die Nesselkapseln der ektodermalen Rinde sind zwischen die gewöhnlichen Deckzellen eingeschaltet; deren Kern befindet sich nahe der Oberfläche des Tentakels (K_2 Fig. 3 Taf. XXIII). Die Zellen enthalten distal Granula, verschmälern sich nach innen und sind hier ausgesprochen fädig gebaut. K. C. Schneider (s. o. a. a. O.) hat eine derartige Zelle nach Mazerationspräparaten abgebildet. Noch eine dritte Zellform habe ich in der ektodermalen Rinde der Nesselwülste beobachtet; schlanke Elemente, die mit haarartigem Fortsatz frei über die Oberfläche des Ektoderms vorragen; es handelt sich wohl um Sinneszellen.

Die Abgrenzung der ektodermalen Rinde gegen die von den Stützleisten eingeschlossenen Teile des Ektoderms erfolgt unbedingt scharf in den oben geschilderten Fällen, in welchen die freien Kanten der Stützblätter sich bis zur Berührung verbreitern oder gar verschmelzen (Fig. 3, Taf. XXIII). Wenn diese Bedingungen nicht gegeben sind, ist der Zusammenhang beider Gewebsmassen inniger (Fig. 2, Taf. XXIII). Aber auch in diesen Fällen sieht man sehr oft eine dünne feinfaserige Schicht die Rinde von den tiefer gelegenen Gewebsmassen sondern; diese Schicht (G Fig. 2 und 3, Taf. XXIII), die auch zur Verknüpfung der akzessorischen Muskelfasern mit den Stützblättern dient, scheint mir eine Art Vorläufer der Stützlamelle zu sein; wenigstens geht sie an manchen Stellen kontinuierlich in die faserige Masse jener über. Diese feinfibrilläre Schicht scheint von sehr zarter Beschaffenheit zu sein, da sie von den Cnidoblasten durchbrochen werden muß, die man öfter auf der Grenze von Rinde und tieferem Anteil des Ektoderms findet; das letzte gilt auch von den Kernen anderer Zellen. Wenn also auch hier und da eine scharfe Grenze der beiden Lagen des Ektoderms nicht besteht, so berechtigt doch die Gesamtheit der Befunde die Rinde als epitheliale Schicht von dem tiefer gelegenen subepithelialen Gewebe zu trennen. Einen solchen Standpunkt haben ja bereits die Gebrüder Hertwig vertreten.

Nach dieser Uebersicht über den Bau des Tentakels von *Cararina* können wir unserem Hauptgegenstand, den subepithelialen Muskelzellen, näher treten. Die Tentakeln besitzen nur Längsmuskelfasern, die der Außenfläche der Stütz-

lamelle und ihrer Blätter aufliegen, wie die früheren Autoren (H e r t w i g, C l a u s) richtig beschrieben haben. Im Querschnitt des Tentakels erscheinen die Stützleisten (L) durch die dicht stehenden, quer getroffenen „Fasern“ (M Fig. 2 und 3, Taf. XXIII) wie gefiedert, und das ganze Bild erinnert in meinen Präparaten nicht wenig an die, auch funktionell ähnliche Anordnung der Längsmuskulatur der Oligochaeten (etwa des Regenwurms), bei denen die Längsmuskelzellen an beiden Seiten dünner Bindegewebslamellen befestigt sind. Während die einander zugekehrten Seiten zweier Stützleisten kontinuierlich mit Muskelfasern (M) besetzt sind, indem die Reihe der Fasern an der Anheftungsstelle der Leisten von der einen (über die eigentliche Stützlamelle hin) auf die andere ohne Unterbrechung übergeht (Fig. 2, Taf. XXIII oben), läßt sich an der freien Kante der Stützblätter ein wechselndes Verhalten feststellen. Ist die Stützleiste am distalen Rand schmal, so setzt sich auch hier die Reihe der Fasern ohne Unterbrechung von der einen auf die andere Seite der (gleichen) Leiste fort (Fig. 2, Taf. XXIII); verbreitert sich dagegen das Stützblatt nach außen hin soweit, daß die benachbarten Leisten einander berühren oder verschmelzen, so fehlen die „Fasern“ an der Außenseite der Stützleiste (Fig. 3, Taf. XXIII). Indem aber nun die einander zugekehrten Flächen benachbarter Leisten in Verbindung treten, geht jetzt auch an der distalen Seite des schmalen Faches zwischen zwei Stützblättern geradeso wie an ihrer Ansatzstelle der Muskelbelag von der einen Seite des Faches auf die Gegenseite über. So entstehen allseits geschlossene „Muskelkästchen“, die eine verblüffende Ähnlichkeit mit denen der Oligochaeten aufweisen. Als solche Muskelkästchen in kleinerem und kleinsten Ausmaß können auch die durch Verschmelzung von gegabelten Stützblättern entstehenden (s. o.) Räume (R) gelten, deren Wand von Muskelfasern bekleidet ist; manchmal sind nur ganz wenige, ja nur eine einzige (Fig. 3, Taf. XXIII, erste Leiste von links) Faser in dem Querschnitt eines solchen winzigen Kästchens sichtbar.

In der Mitte jedes Kästchens, bzw. mitten zwischen zwei Stützblättern macht sich auf den Tentakelquerschnitten ein faseriger Strang bemerkbar, dessen Fibrillierung in radiärer Richtung zieht (F Fig. 2, Taf. XXIII). Dieser Strang ist proximal locker und schwächig; nach der Oberfläche des Tentakels hin wird er dichter und nimmt an Umfang zu; im ganzen betrachtet, verläuft er leicht gewellt. Was ist die Bedeutung dieses Gebildes?

An manchen meiner Schnitte (Fig. 2, Taf. XXIII) sehe ich mit der größten Deutlichkeit, daß der genannte Strang dadurch zustande kommt, daß von jeder Muskelfaser (M) eine feine Fibrille ausgeht, die, im ganzen zur Oberfläche des Tentakels gerichtet, schräg der Mitte des jeweiligen Kästchens zustrebt; hier treten diese Fibrillen von den einander zugekehrten Seiten zweier benachbarter Stützleisten zu dem beschriebenen strangartigen Gebilde (F) zusammen, indem sie allmählich einen strenger radiären Verlauf annehmen. Demnach besteht der Strang aus der Gesamtheit der fadenartigen Fortsätze der Muskelzellen!

An den Stellen der Präparate, an welchen diese Beziehung zwischen Muskelfasern und Fibrillen des Stranges leicht festzustellen ist (Fig. 2, Taf. XXIII), bietet sich der Querschnitt der einzelnen Muskelfaser folgendermaßen dar. Er gleicht im allgemeinen einem Wimpel, der mit seiner Schmalseite der Stützlamelle anhaftet und, wenn ich im Bilde bleiben darf, in den Raum zwischen den Stützblättern hineinflattert. Meist verschmälert sich der Wimpel bald beträchtlich, um dann allmählich fadenförmig auszulaufen. Damit vollzieht sich auch eine strukturelle Aenderung. Während nämlich der Wimpel stark lichtbrechend ist, sich mit Eisenhämatoxylin kräftig schwärzt und ganz scharf begrenzt erscheint, färbt sich die Hauptmasse der Fäden, die den Strang zusammensetzen, viel schwächer, ist weniger lichtbrechend und zarter konturiert, besitzt das übliche Aussehen plasmatischer Strukturen. Im allgemeinen haben die fädigen Fortsetzungen der Muskelzellen die letzterwähnte Beschaffenheit erreicht, wenn sie sich, in der Mitte des „Kästchens“ angelangt, dem Zug der übrigen anschließen. In einzelnen Fällen aber bleibt der muskuläre Charakter den Fäden auf eine längere Strecke erhalten, so daß gelegentlich bei Eisenhämatoxylinfärbung in der Mitte des welligen Faserstranges eine oder mehrere außerordentlich scharf sichtbare Fibrillen ziehen, die auf den ersten Blick den Eindruck radiär (nicht längs) gestellter Muskelfasern erwecken könnten. Gelegentlich zu beachtende Uebergänge zwischen dem gewöhnlichen und dem letzt beschriebenen Verhalten lassen diese scheinbaren Radiärmuskelfasern bald richtig deuten, abgesehen davon, daß öfter der Ansatz einer solchen Faser zwischen den anderen an der Stützleiste sichtbar wird. Am Grunde zwischen zwei Stützblättern sind die „Wimpel“ meist sehr schlank, im mittleren Teil gedrungener, nach der freien

Kante der Stützleiste zu kleiner und überhaupt weniger gut entwickelt (vgl. Fig. 2, Taf. XXIII).

Haeckel (s. o.) hatte angegeben, jede Muskelfaser sei mit einem ihr unmittelbar anliegenden Kern versehen. Das trifft aber keineswegs zu! Nicht nur vermißt man Kerne, die den Fasern zugehören, auf den Querschnitten (vgl. Fig. 2 und 3, Taf. XXII), sondern auch auf Längsschnitten, in denen die Muskelfasern in ihrer ganzen Ausdehnung übersichtlich enthalten sind (vgl. Fig. 5, Taf. XXII), läßt sich nichts von Zellkernen in unmittelbarer Nähe der Fasern oder gar in ihnen erblicken. Haeckel ist anscheinend durch den bisweilen unvermittelt verdickten mittleren Teil der Muskelfasern irre geleitet worden. Kerne bzw. kernhaltige Zellteile finden sich, abgesehen von den Cnidoblasten, gewöhnlich nur im äußeren Teil des von zwei Stützleisten gebildeten Faches, also nahe der epithelialen Schicht. Hier sieht man öfter eine kleine Gruppe von länglichen Kernen, die in der Mehrzahl mit ihrer größten Achse radial eingestellt sind (Fig. 2, Mberstes Fach von links). An dieser Kernanhäufung findet der vorhin beschriebene, feinfaserige Strang sein Ende. Aufmerksame Beobachtung bei starken Vergrößerungen lehrt, daß der Faserstrang sich in der Nähe der Kerne in einzelne Bündel gliedert, deren jedes auf einen Kern zielt (Fig. 2, Taf. XXIII links).

Liegen die Kerne gruppenweise beieinander, so läßt sich meist nichts bestimmtes über die Form des zugehörigen Zelleibes ausmachen. Wenn sie aber in geringer Anzahl oder einzeln auftreten, so kann man mit den besten optischen Mitteln noch folgendes sicherstellen (Fig. 4, Taf. XXIII). Zu jedem Kern gehört ein spindelförmiger Zelleib, der in der Regel nur gegen das Innere des von zwei Stützleisten gebildeten Faches hin deutlich entwickelt ist. Doch kann sich der Zelleib auch in ähnlicher Weise nach außen hin erstrecken (Fig. 4, Taf. XXIII rechte Zelle); dann reicht er bis zur feinfaserigen Grenzzone zwischen epithelialer und subepithelialer Schicht. Zellen der letzten Form, bei denen der Kern in der Mitte des spindeligen Plasmakörpers gelegen ist, erscheinen regelmäßig dann, wenn die Kerne tiefer, etwa in der Mitte, des Fachinneren auftreten. Verfolgt man das Verhalten des zur Tentakelachse gekehrten Fortsatzes, so sieht man die körnige Plasmamasse der Zellen in einiger Entfernung vom

Kern sich in jene Fäden auflösen, die den oben geschilderten Faserstrang in der Mitte jedes Faches bilden (Fig. 4, Taf. XXIII).

Mit anderen Worten: jede „Muskelfaser“ eines Faches hängt durch einen fadenförmigen Fortsatz mit einer der subepithelialen Zellen zusammen, die an seinem Eingang (selten mehr in seinem Inneren) gelegen sind. Da den einzelnen „Fasern“ keine Kerne zukommen, müssen diese Zellen als Myoblasten der Fasern gelten.

Es fragt sich nun, wieviel „Fasern“ zu einem Myoblast gehören: sicherlich mehr als eine! Denn die Zahl der Fasern eines Faches beträgt in einem Querschnitt etwa 50—60, die Zahl der Myoblastenkerne höchstens bis 10. Es werden also selbst unter der Annahme, daß nicht alle in einem Schnitt sichtbaren Fasern mit den im gleichen Schnitt gelegenen Myoblasten zusammenhängen, sondern ein Teil der Fasern in mehreren Schnitten stückweise erscheint und daher die Zahl der „Fasern“ zu hoch gegriffen ist, unter allen Umständen mehrere Fasern von einem Myoblast gebildet werden. Das gilt erst recht, wenn ich mitteile, daß durchaus nicht in allen Fächern bei 10 μ dicken Schnitten Myoblasten erscheinen. Eine genaue zahlenmäßige Feststellung des Verhältnisses von Fasern und Myoblasten ist mir deshalb nicht möglich, weil mir keine Querschnitte und Längsschnitte von ein und demselben Tentakel zur Verfügung stehen, was aber nötig ist, um die Länge der Muskelfasern, die auf dem Querschnitt gezählt werden (gemäß dem zugehörigen Längsschnitt) zu kennen, damit mehrfache Zählung von Fasern, die in verschiedenen aufeinander folgenden Schnitten stückweise enthalten sind, vermieden werden kann. Die Länge der Muskelfasern wechselt aber außerordentlich nach dem Kontraktionszustand, wie schon aus der enormen Verkürzungsfähigkeit der Tentakeln bei starken Reizen (Fixieren) geschlossen werden muß und sich auch aus dem histologischen Bild ergibt (s. u.). Offenbar sind aber die Fasern an Stellen, wie in Figur 2 Tafel XXIII abgebildet, stark kontrahiert und deshalb auch läßt sich hier an jeder Faser das fadenförmige Verbindungsstück mit den Myoblasten beobachten. Berücksichtigt man nun solche Bilder, dann geht die Annahme, etwa 5—10 Fasern gehörten zu einem Myoblasten, wohl kaum über den Höchstwert hinaus.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß jeder Myoblast

mehrere Fasern gebildet hat. Damit liegt in den Muskelfasern der Tentakeln von *Camarina* ein Zelltypus vor, wie ihn Chun und Will (s. o.) vorausgesagt haben: subepitheliale Muskelzellen, deren kernhaltiger Zellteil (Myoblast) durch fadenförmige Fortsätze mit einer Mehrzahl von kontraktilen Fasern zusammenhängt.

An Einzelheiten ist noch folgendes nachzutragen. Nicht an allen Stellen der Schnitte hält es so leicht, die Verbindungen der Fasern mit den Myoblasten nachzuweisen. Das gilt vor allem dann, wenn der Querschnitt der Faser (M) nicht wipfelartig (wie in Fig. 2, Taf. XXIII), sondern mehr rundlich ist (Fig. 3, Taf. XXIII). Ich nehme an, daß solche Fasern weniger kontrahiert, daher schlanker und länger und deshalb auch in mehreren Schnitten enthalten sind. Mit dieser Annahme stimmt auch überein, daß an solchen Stellen das faserige Bündel dünn und die Myoblasten spärlich sind.

Auch im erstgenannten Fall hält es schwer, bei den nahe dem freien Rand der Stützblätter befindlichen Fasern den Zusammenhang mit dem Myoblasten zu erkennen; ich möchte vermuten, daß diese Fasern mit dem dem Ektoderm zugewandten Fortsatz des spindelförmigen Myoblasten in Verbindung stehen. Derartiges Verhalten von Fasern und Zelle gilt wohl sicher für solche Myoblasten, die tiefer zwischen den Stützleisten liegen und wie zur Achse so auch zur Oberfläche des Tentakels hin gleichartige und gleich lange Fortsätze ausschicken. Innerhalb der kleinen, von verschmolzenen Gabelungen der Stützblätter umschlossenen Räume, deren Wand, wie oben erläutert, mit Muskelfasern bekleidet ist, sah ich einmal den Myoblasten in der Mitte gelegen und nach allen Seiten hin Verbindungsfäden zu den Fasern aussenden. Wie die ganz vereinzelt in der Stützlamelle abgekapselten Fasern (s. o.) vom Myoblasten versorgt werden, vermag ich nicht mit Bestimmtheit zu sagen; vielleicht, daß diese Räumchen doch durch eine feine Spalte streckenweise mit dem übrigen subepithelialen Gewebe zusammenhängen, vielleicht aber auch, daß die Fasern die Beziehung zum Myoblasten ganz aufgeben mußten.

Meistens liegen die Myoblasten deutlich subepithelial; doch kommen gelegentlich, wie schon oben erwähnt, Stellen vor, an denen epitheliale und subepitheliale Schicht des Ektoderms sich nicht scharf scheiden lassen; es bleibt somit die Möglichkeit, daß hier noch

einige der Myoblasten engere Beziehungen zum Epithel gewahrt haben.

Nachdem ich die geschilderten Verhältnisse am Querschnitt der Tentakeln erkannt hatte, versuchte ich nunmehr an radialen Längsschnitten, d. h. an solchen, die der Fläche einer Stützleiste parallel gehen, den Zusammenhang der Muskelfasern mit den Verbindungsfäden zu erkennen. Die Bilder (Fig. 5, Taf. XXIII) stimmen in wesentlichen Zügen mit Haeckels Figur 62, Tafel VI (a. a. O.) überein. Die Fasern (M Fig. 5, Taf. XXIII) erwiesen sich als spindelförmige Gebilde, deren Mitte häufig stark angeschwollen ist. Diese Stelle enthält aber keinen Kern, sondern die Anschwellung hängt mit der starken Kontraktion der Faser zusammen. Darauf beruht auch die stärkere Färbbarkeit mancher Stellen der Fasern mit Eisenhämatoxylin. Manche der Fasern sind so stark zusammengeschnürt, daß sie fast zitronenörmig aussehen. Eine feinere fibrilläre Zusammensetzung läßt sich nicht mit Bestimmtheit an den Fasern erkennen; doch ist es bei ihrer Stärke ganz selbstverständlich, daß es sich hier nicht um eine einzelne Primitivfibrille (Myofibrille) handeln kann. Eine Andeutung eines zusammengesetzten Baues zeigen die Fasern durch eine Art Zerklüftung auf manchen Querschnitten (vgl. Fig. 3, Taf. XXIII), und entsprechend gewahrt man an längsgetroffenen Fasern helle undeutliche Längslinien. Bisweilen fand ich die Enden der Fasern gegabelt. Die Fasern verlaufen, durch Lücken voneinander geschieden, alle in der Längsrichtung des Tentakels.

Auf den radialen Längsschnitten der Tentakel gewahrt man nun in der Tat von einzelnen Fasern die Fäden (F) ausgehen, die sie mit den Myoblasten verbinden (Fig. 5, Taf. XXIII). Ein solcher Faden beginnt meist in der Mitte der Faser, sei es, daß er gleich beim Entspringen normale Dicke besitzt, sei es, daß er zunächst einen flügelartigen Ansatz der Faser darstellt, der sich allmählich verschmälert. Diese flügelartigen Anhänge erscheinen auf Querschnitten als die oben beschriebenen „Wimpel“. In seltenen Fällen entspringt der Verbindungsfaden nahe dem einen Ende der Faser oder stellt gar eine unmittelbare Fortsetzung eines Faserendes dar (vgl. Fig. 5, Taf. XXIII). In dem letzten Falle entstehen die scheinbaren radiären Muskelfasern des Querschnittbildes, d. h. der Verbindungsfaden zeigt auf eine sehr lange Strecke hin muskulöse Natur (s. o.). Bisweilen sah ich die Verbindungsfäden benachbarter Fasern

scheinbar verschmelzen (vgl. Fig. 5, Taf. XXIII). Daß man nicht von allen Fasern eines radialen Tentakelquerschnittes die Verbindungsfäden ausgehen sieht, liegt daran, daß Fasern und Fäden (gemäß dem Querschnittsbild) nicht in derselben Ebene gelegen und auch die Stützleisten nicht vollkommen eben sind. Für das Flächenbild ist noch charakteristisch, daß die von den Fasern ausgehenden Verbindungsfäden immer nach einer Richtung — nach der Außenseite des Tentakels — hinweisen, wie ja nach der Ansicht im Querschnitt nicht anders zu erwarten ist; damit ist denn auch eine Sicherheit gegeben, daß die Verhältnisse am Querschnitt zu denen am Längsschnitt in die richtige Beziehung gesetzt sind.

Der Vollständigkeit halber sei noch eine Stützleiste mit den aufliegenden kontraktile Fasern im Tangentialschnitt des Tentakels, d. h. senkrecht zu ihrer Fläche getroffen, in Figur 6, Tafel XXIII wiedergegeben. Die Fasern liegen in ihrer ganzen Länge glatt dem Stützblatt an und sind je nach dem Grade ihrer Kontraktion nach außen hin mehr oder minder bauchig vorgewölbt. —

Nach den Untersuchungen der Gebrüder Hertwig (a. a. O.) zeigt die Anordnung der Muskulatur am Magenstiel von *Carmarina* ganz ähnliche Verhältnisse wie die der Tentakeln. Daher ist zu vermuten, daß auch dort die hier beschriebenen mehrfaserigen subepithelialen Muskelzellen vorkommen. —

Zum Schluß ein Vorschlag betreffend die Nomenklatur. Chun und Will haben mit Recht hervor, daß bei den Coelenteraten die Bezeichnung Muskelfaser in ganz anderem Sinne gebraucht wird, wie bei den höheren Tieren; hier bedeutet Muskelfaser die ganze Zelle, dort nur ihre kontraktile Substanz. Demnach müsse die Muskelfaser der höheren Metazoen (insbesondere der einkernigen Typen = kontraktile Faserzelle) mit der Muskelfaser + dem Myoblasten der Coelenteraten homologisiert werden. Unter diesen Umständen scheint es mir doch angebracht, für die „Muskelfaser“ = kontraktile Substanz der epithelialen und subepithelialen Muskelzellen bei den Coelenteraten einen besonderen Terminus einzuführen; ich schlage vor „Myoine“, von μῶν, μῶνος, Muskel, und ἵς, ἰνός (Muskel-, Sehnen-, Nerven-)faser, welches letztes Wort auch schon in der Muskelhistologie (in „Inokomma“) Verwendung gefunden hat. Als Myoinen in diesem Sinne müßten auch die von Blochmann u. a. bei Plattwürmern aufgefundenen „Muskelfasern“ gelten, die zu mehreren von einem Myo-

blast (kernhaltigen Zellteil) versorgt werden. Solche „mehrfaserige“ Zellen, gleich den entsprechenden Formen bei den Coelenteraten könnten demnach „polyine“ Muskelzellen heißen. An den Muskelzellen vom Nematodentypus, in denen die Trennung von Myoblast („Markbeutel“) und kontraktiler Substanz („Muskelspindel“) angebahnt wird, könnte ebenfalls die Gesamtheit der kontraktilen Fibrillen als Myoine bezeichnet werden.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XXIII.

Alle Abbildungen beziehen sich auf die Tentakel von *Carmarina hastata* und sind unter Benützung des Abbe'schen Zeichenapparates hergestellt; Entfernung der Zeichenfläche von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm.

- Fig. 1. Hälfte eines Tentakelquerschnittes: H. Hohlraum, En Entoderm, St Stützlamelle, L Leiste der Stützlamelle, Ek Ektoderm. Fixierung Sublimat, Färbung Eisenhämatoxylin Vergr. 125:1 (Zeiß' Apochromat 8 mm und Komp.-Okular 4).
- Fig. 2. Sektor eines Tentakelquerschnittes: St, L, Ek wie in Fig. 1. M Myoinen („Muskelfasern“) F faseriger Strang, der von den Verbindungsfäden geliefert wird, die von den Myoinen zu den Myoblasten, Mb, ziehen; C₁ Cnidoblast quergetroffen, C₂ desgl. in Längsansicht; G faserig differenzierte Grenze zwischen epitheliale und subepitheliale Anteil des Ektoderms. Fixierung Sublimat; Färbung Delafield's Hämatoxylin, Eosin, Pikrinsäure-Wasserblau. Vergr. 500:1 (Zeiß' Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8).
- Fig. 3. Randpartie eines Tentakelquerschnittes. L, Ek wie in Fig. 1; M, F, G wie in Fig. 2; R kleinere, von den Stützleisten umkapselte Räume mit Myoinen. a M akzessorische Muskelfasern der Nesselkapseln (C), K₁ Kern der Bildungszellen dieser kontraktilen Elemente; K₂ Kern der Deckzellen. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 500:1 (Zeiß' Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8).
- Fig. 4. Zwei subepitheliale Myoblasten, die an ihrem oberen (der Tentakelachse zugewandten) Ende sich in die Verbindungsfäden auflösen, die zu den Myoinen hinziehen. Fixierung Sublimat, Färbung Delafield's Hämatoxylin, Eosin, Pikrinsäure-Wasserblau. Vergr. 1000:1 (Zeiß' Apochromat 2 mm N. A. 1,40 und Komp.-Okular 8).
- Fig. 5. Myoinen (M) bei Flächenansicht der Stützleiste (aus einem radialen Tentakellängsschnitt); bei einer Anzahl der-

selben ist der Abgang der Verbindungsfasern (F) zu beobachten. Fixierung Formol; Färbung Delafields Hämatoxylin, Eosin; Vergr. 500 : 1 (Zeiß' Apochromat 2 mm N. A. 1,30 und Komp.-Okular 4).

- Fig. 6. Stützleiste (L) mit den anhaftenden Myoinen (M) im Querschnitt (nach einem tangentialen Tentakellängsschnitt), Fixierung Formol, Färbung Delafields Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 500 : 1 (Zeiß' Apochromat 2 mm N. A. 1,30 und Komp.-Okular 4).

